

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. О.В.КУУСИНЕНА

На правах рукописи

ТИТОВ
Александр Фёдорович

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ
В СЕЛЕКЦИИ ОВСЯНИЦЫ ЛУТОВОЙ /-FESTUCA PRATENSIS
HUDS. / НА ЗАМОРОЗКОУСТОЙЧИВОСТЬ

03.00.12 - физиология растений

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск - 1976

Работа выполнена в Институте биологии Карельского филиала Академии наук СССР.

Научные руководители: заслуженный деятель науки Карельской АССР, старший научный сотрудник, доктор биологических наук Дроздов С.Н., старший научный сотрудник, кандидат биологических наук Олимпиенко Г.С.

Официальные оппоненты: профессор, доктор биологических наук Коровин А.И., доцент, кандидат биологических наук Музалёва Л.Д.

Ведущее предприятие - Всесоюзный ордена Ленина научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И.Вавилова.

Защита состоится "11" мая 1976 года в 15 часов на заседании Совета по присуждению учёных степеней по естественным наукам Петрозаводского государственного университета им. О.В.Куусинена - адрес: 185018, г.Петрозаводск, пр.Ленина, 33.

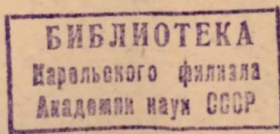
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке университета.

Автореферат разослан "24" апреля 1976 года.

Учёный секретарь Совета

Русанова М.Н.

88595 К



ВВЕДЕНИЕ

АКТУАЛЬНОСТЬ ТЕМЫ. Одной из ведущих отраслей сельскохозяйственного производства на Северо-Западе СССР является животноводство. Успешное его развитие во многом определяется состоянием кормовой базы. Непрерывный рост производства кормов и расширение их ассортимента зачастую, однако, сдерживается отсутствием высокопродуктивных сортов местной селекции.

Климатической особенностью Карелии являются периодические заморозки /Романов, 1956/, ограничивающие возможность получения стабильных урожаев различных сельскохозяйственных культур /Дроздов, 1971/. Наиболее часты и сильны они на полевых массивах осушенных болот /Тольцберг, 1955; Эйзен, 1957; Цыба, 1966/, занятых, как правило, культурой многолетних трав. Учитывая, что потери урская злаковых трав могут быть значительными /Холопцева, 1971/, заморозкоустойчивость, сопутствующая высокой продуктивности, должна выступать в качестве важнейшего показателя сорта или популяции.

В 1972 году Институтом биологии Карельского филиала АН СССР начата селекционная работа с одним из представителей многолетних кормовых злаков - овсяницей луговой. Выбор объекта определил целый ряд его достоинств: высокая урожайность, ценные кормовые качества, хорошая отавность, способность улучшать структуру почв, сравнительно невысокая требовательность к условиям культивирования. Основным направлением в селекционной работе был отбор в местной популяции высокопродуктивных и заморозкоустойчивых растений, как вероятных компонентов синтетического сорта.

ЦЕЛЬ РАБОТЫ. Провести изучение ряда морфофизиологических показателей на исходном и первичном селекционном материале в процессе селекции овсяницы луго-

вой на общую продуктивность и заморозкоустойчивость.

Основными задачами настоящего исследования, которое представляет собой один из разделов начатой селекционной работы, явились: 1/ анализ исходной экспериментальной популяции и отбор из неё селекционных образцов, сочетающих высокую продуктивность и удовлетворительную заморозкоустойчивость; 2/ поиск морфологических и физиолого-биохимических показателей, способных выступать в качестве критериев при: а/ оценке уровня гетерогенности исходного и первичного селекционного материала, б/ идентификации отдельных генотипов, в/ отборе растений на тот или иной признак.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА РАБОТЫ. На исходном и первичном селекционном материале у овсяницы луговой изучен комплекс морфофизиологических показателей. Установлена полиморфность большинства из них /морфологические признаки, депигментация проростков, изоферментный состав пероксидазы, устойчивость к отрицательной температуре и др./. Проведена количественная оценка степени сопряжённости варьирования отдельных морфофизиологических признаков. Обнаружено существование высокого груза температурозависимых хлорофильных нарушений в потомствах лучших по продуктивности растений популяции /материал отбора/.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ. Полученные результаты показали эффективность использования морфофизиологического контроля в селекции многолетних трав. В ходе работы отобраны и изучены перспективные по продуктивности и заморозкоустойчивости образцы, на основе которых создана субпопуляция заморозкоустойчивых форм овсяницы луговой. Лучшие номера субпопуляции вошли в состав синтетической популяции, проходящей предварительные испытания. На основании результатов корреляционного анализа предложен косвенный метод от-

бора заморозкоустойчивых растений овсяницы луговой по таким показателям как длина корешка и отношение корешок/проросток.

АПРОВАЦИЯ. Результаты диссертации докладывались и обсуждались на научной конференции биологов Карелии, посвященной 250-летию Академии наук СССР /Петрозаводск, 1974/, на совещании по химическому мутагенезу /Москва, 1975/, на конференции молодых учёных Карелии /Петрозаводск, 1976/, на заседании лаборатории зимостойкости ордена Трудового Красного Знамени Института физиологии растений им. К.А.Тимирязева /Москва, 1976/.

ПУБЛИКАЦИИ. По теме диссертации опубликовано 6 работ, в том числе 4 статьи.

ОБЪЕМ. Диссертация состоит из введения и 5 глав. Работа изложена на 157 страницах машинописного текста, включая 34 таблицы, 21 рисунок и список литературы /330 наименований/. В приложение к диссертации вошло 49 таблиц и 34 рисунка.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования использован один из представителей многолетних злаковых трав - овсяница луговая /*Festuca pratensis* Huds. /. Овсяница луговая - перекрёстноопыляющийся вид. Апомиктичные формы встречаются в обычных условиях довольно редко. Гаплоидное число хромосом равно 7. /Darlington, Wylie, 1955/. Встречаются индивидуумы с добавочными хромосомами, количество которых варьирует от I до I6 /Bosemark, 1954/.

Работу проводили в период 1972-1975 годов полевым, вегетационным и лабораторным методами.

Осенью 1972 года 6000 растений в фазе двух настоящих листьев были отобраны /случайная выборка/ из поддерживаемой ряд лет в культуре местной популяции и рассажены индивидуально на экспериментальном участке.

Летом 1973 года из экспериментальной популяции отобрали лучшие по фенотипу растения, которые составили первичный материал селекции. В качестве стандарта использовали районированный в Карелии сорт Суйдинская.

Описание морфологических показателей /морфологический контроль в идентификации генотипов/ проводили по общепринятой ботанической методике. Для качественных признаков применялась балльная оценка. Форма куста: I - компактная /прямостоячая/, 2 - полураскидистая /полукомпактная/ и 3 балла - раскидистая. Окраска узлов побегов и соцветий: 0 - отсутствие окраски, I - слабое, 2 - среднее и 3 балла - интенсивное окрашивание. Мощностъ травостоя: I - слабый, 3 - средний, 5 - мощный, 7 баллов - очень мощный.

В вегетационном опыте аутбредные и инбредные растения выращивали из семян в сосудах Митчерлиха

на песчаной проливной культуре с постоянной кислотностью питательного раствора и воды /рН=5,5/. Питательным раствором служила смесь Кнопа с добавлением микроэлементов.

Сравнительную заморозкоустойчивость растений /физиологический контроль в идентификации генотипов/ изучали методом прямого промораживания в фазы кушения и цветения. Заморозки адвективного типа /Чудновский, 1949/ имитировали в холодильных камерах /Дроздов и др., 1966; Хилков, Дроздов, 1968/ в вечернее и ночное время. Интенсивность заморозков: -5, -6, -7, -8 и -9°C, продолжительность действия минимальной температуры - 1,2 и 3 часа. Все заморозки проведены по единой схеме: в течение 1-го часа температуру в камере опускали до 0°C, а затем снижали, в среднем, на 2°C в час до заданной. Вызванные заморозком повреждения оценивали через 2-3 суток, используя 100-балльную шкалу: за 100% принимали полностью погибшие растения, а за 0% - растения без видимых повреждений. Через 3 недели после заморозки проводили учёт урожая зелёной массы, количества побегов и их высоту. С целью изучения динамики роста отдельных селекционных форм, перенёсших заморозки, растения измеряли через каждые 7 дней, начиная со дня, предшествующего заморозку.

Для предварительной оценки на заморозкоустойчивость использовали лабораторный метод промораживания листовых высеков в термоэлектрических микрохолодильниках /Балагурова, 1967/. Об устойчивости растений судили по температуре гибели паренхимных клеток.

Естественную мутабельность овсяницы луговой /генетический контроль в идентификации генотипов/ оценивали по частоте хлорофильных мутаций у семидневных растений, выращиваемых из семян в люминостате на влажной, вертикально вставленной в щели пласт-

массовых штативов, фильтровальной бумаге /Mikaelsen, 1966/. За исключением первых суток, прорастающие семена находились в условиях постоянного освещения /4000 люкс/ и высокой температуры /24-34°C/. Учёт хлорофильной недостаточности сопровождался измерением длины корешков и проростков^{*}, а также регистрацией всхожести семян.

Изучение изоферментных спектров пероксидазы селекционных форм /биохимический контроль в идентификации генотипов/ проводили по методу, описанному В.И.Сафоновым и М.П.Сафоновой /1971/, с использованием бензидина в качестве субстрата. Для электрофоретического анализа использовали листья растений /фаза кущения/, выращиваемых при комнатной температуре и круглосуточном освещении /8000-10000 люкс/. Для изучения изменений, происходящих в изоферментных спектрах растений в процессе осеннего закаливания, использовали растения вегетационного опыта, перенесённые в конце лета вместе с сосудами на специально оборудованную площадку с условиями, близкими к полевым.

Полученные результаты обработаны методами вариационной статистики /Зайцев, 1973; Рокицкий, 1973/.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ исходной популяции и материала отбора по основным морфологическим признакам

Первый этап работы был связан с оценкой уровня гетерогенности исходной популяции и материала отбора по основным морфологическим признакам. Возможность существования различий подобного рода показана ранее целым рядом исследователей /Синская, 1948; Сметанникова, 1950; Винниченко, 1956, 1957; Корякина, 1964/. Высокий полиморфизм обнаружен также и для физиологических /Щенкова, 1961/ и цитогенети-

* - за длину проростка принимали размер его надземной части /т.е. coleoptile + лист/

ческих /Bosemark , 1950, 1954, 1956/ показателей.

Наши исследования показали /табл. I/, что наиболее вариабельный признак в исходной популяции - число генеративных побегов. При сравнительно невысоком среднепопуляционном значении $\bar{x} = 18,23$ / количество их варьирует от 1 до 78 / $V = 81\%$ /. Среди других количественных признаков высокой изменчивостью обладала площадь листа / $V = 38\%$ /, что, возможно, связано с тем, что данный параметр образуется как результат двух составляющих его признаков /длина и ширина листа/, каждый из которых варьирует независимо /Смирнов, 1971/. Остальные мерные признаки отличались несколько меньшей вариабельностью, хотя, в целом, присущий им уровень изменчивости достаточно высок / $V = 19-25\%$ /. Очень высокая степень изменчивости оказалась присущей качественным признакам, коэффициенты вариации которых превышали 50%.

Статистический анализ признаков исходной популяции показал, что в большинстве случаев существуют достоверные различия между эмпирическим и теоретическим распределениями их частот. Лишь два признака образовывали эмпирическую кривую, не отличающуюся от нормальной /длина листовая пластинки, длина соцветия/.

Анализ первичного материала селекции показал заметное увеличение средних арифметических значений и существенное снижение дисперсии у большинства изученных признаков. Особенно заметны эти изменения в отношении числа генеративных побегов: при вдвое большем среднем арифметическом степень варьирования, напротив, оказалась вдвое меньшей. Заметный прирост средних арифметических значений характерен и для высоты растений, длины и площади листа, длины соцветия. Относительная величина прироста всех этих признаков составила более 25%. Произошёл заметный сдвиг и в относительном количестве растений с опре-

Таблица I

Характеристика исходной популяции и материала отбора
по основным морфологическим признакам

Признаки	Исходная популяция			Материал отбора			Селек- цион. диффе- ренци- ал
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$:	V	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$:	V	
Число генеративных побегов	18,23 \pm 0,76	:	80,89	38,21 \pm 1,37	:	47,61	19,98
Высота растений (в см)	63,37 \pm 0,61	:	18,54	79,51 \pm 0,62	:	10,42	16,14
Длина листовой пластинки (в см)	21,07 \pm 0,27	:	24,45	26,71 \pm 0,45	:	22,21	5,70
Ширина листовой пластинки (в см)	0,71 \pm 0,01	:	18,82	0,78 \pm 0,01	:	19,35	0,07
Площадь листовой пластинки (в см ²)	10,05 \pm 0,20	:	37,86	14,10 \pm 0,40	:	37,20	4,05
Диаметр соломины (в мм)	1,93 \pm 0,02	:	22,47	2,23 \pm 0,02	:	13,93	0,30
Длина соцветия (в см)	15,29 \pm 0,16	:	19,80	18,71 \pm 0,23	:	16,15	3,42
Форма куста (в баллах)	2,09 \pm 0,06	:	57,02	1,80 \pm 0,04	:	30,28	-0,27
Окраска узлов (в баллах)	1,14 \pm 0,04	:	72,35	1,15 \pm 0,04	:	49,36	0,01
Окраска соцветий (в баллах)	0,87 \pm 0,03	:	71,93	0,94 \pm 0,03	:	46,34	0,07

делённой формой куста: процент распластанных растений снизился и, наоборот, увеличилась доля растений с прямостоячей формой. Процент растений с промежуточной формой куста остался практически неизменным.

Определённые изменения в частотах обнаружены и для двух других качественных признаков. Если в популяции заметный процент занимали растения крайних вариантов /интенсивная антоциановая окраска узлов побегов и соцветий и её отсутствие/, то в материале отбора доля подобных фенотипов заметно меньше.

При проверке соответствия распределения частот отдельных показателей нормальному закону оказалось, что несмотря на заметное падение дисперсии для многих морфологических признаков, в целом, материал отбора продолжает оставаться по всей группе признаков весьма гетерогенным, на что указывает характер распределения частот таких признаков как длина, ширина и площадь листа, диаметр соломины, форма куста, окраска узлов побегов и соцветий.

Исследование частоты хлорофильных дефектов / материал отбора /

В настоящее время известно несколько классов мутаций, выявляемых в полевых и лабораторных экспериментах /Gaul , 1964/. Один из них составляют хлорофильные мутации /Gustafsson , 1940/. Наличие подобного вида нарушений известно для многих видов растений, причём некоторые авторы /Хенсон, Карнахан, 1959; Пауелл и др., 1974/ считают их весьма типичным явлением для злаков.

Привлечение данного показателя в качестве одного из критериев контроля, устанавливаемого над селекционным процессом, связано с представлением о том, что если способность к мутированию отражает свойство генотипа, то в этом случае количество мутаций, образующихся в потомствах за одно поколение, приоб-

ретает ценность теста, идентифицирующего отдельные генотипы. Кроме того, изучение частоты хлорофильных мутаций позволяет установить количественные связи между величиной генетического груза и некоторыми другими интересующими селекционера показателями.

Проведённое исследование показало, что подавляющее число потомств селекционных номеров по сравнению с потомствами растений исходной популяции отягощено хлорофильными дефектами /табл.2/. Частота их, однако, менялась от потомства к потомству. Так, наряду с селекционными формами, в потомствах которых хлорофильная недостаточность не обнаружена, отмечены потомства, количество хлорофиллдефектных проростков в которых достигало 10 и более процентов. Интересно, что у части изученных потомств образовался только один какой-либо тип хлорофильных мутаций, что редко наблюдается у свободноопыляющихся видов.

Электрофоретическое изучение пероксидазы / материал отбора /

В последние годы в различных биологических исследованиях широко используется метод электрофореза белков. С его помощью обеспечивается возможность детального анализа ферментов как непосредственных генных продуктов /Харрис, 1974; Harris, 1969; Scandalios, 1969/. Подобные данные необходимы при решении многих задач физиологии, биохимии, генетики. В селекционно-генетических работах, например, электрофорез может быть использован как тест при идентификации генотипов. Кроме того, с его помощью можно оценить уровень генетически обусловленной дисперсии селекционного материала, знание которой является важнейшей предпосылкой получения сортов различной специализации.

Таблица 2

Частота хлорофиллдефектных потомств у овсяницы луговой

	Изучено потомств	Частота хлорофиллдефектных потомств, в %					
		с мута- циями 3-х типов	с мута- циями 2-х типов	с мутацией I-го типа			всего
				viridis	xantha	albina	
Исходная популяция*	25	0	4,0	16,0	4,0	0	24,0
Материал отбора**	96	12,8 \pm 1,1	41,2 \pm 4,2	23,8 \pm 4,4	5,4 \pm 4,3	3,4 \pm 2,1	85,9 \pm 5,9

* - приведены данные I отдельного опыта

** - осуммированы данные 5 отдельных опытов

Как показало исследование, ферментные системы пероксидазы у различных селекционных форм хорошо различимы. В целом, в листьях овсяницы луговой обнаружено 12 электрофоретических вариантов энзима, комбинации из которых образуют изопероксидазные спектры отдельных растений. Модальное число изоформ оказалось равным 6, однако, встречались растения, в потомствах которых обнаружено по 2-4 и 8-10 изопероксидаз. Частота регистрации отдельных изоформ при этом заметно варьировала. Только одна из всех обнаруженных электрофоретических фракций была присуща всем изученным селекционным формам; остальные же присутствовали лишь у части потомств /табл.3/.

Таблица 3

Частота /р/ отдельных изоферментов пероксидазы в селекционных потомствах овсяницы луговой

№ изофер- мента	р	№ изофер- мента	р	№ изофер- мента	р	№ изофер- мента	р
I	0,09	4	1,0	7	0,07	10	0,01
2	0,23	5	0,80	8	0,94	11	0,75
3	0,58	6	0,55	9	0,51	12	0,19

Изучение влияния естественного закаливания /в условиях, близких к полевым/ на растения овсяницы луговой показало, что осенью в процессе закаливания происходит усложнение изопероксидазных спектров. У всех проанализированных форм появилось по 1-3 дополнительных изоформы пероксидазы. Однако отсутствие корреляционной связи между количеством изоферментов и устойчивостью к промораживанию указывает, видимо, на то, что более высокий уровень устойчивости связан скорее с определённой группой изоперокси-

даз, нежели с их общим числом.

Сравнительная заморозкоустойчивость
/ материал отбора /

Предварительное исследование устойчивости среди 40 селекционных потомств /табл.4/, проведённое с помощью метода промораживания листовых высечек, выявило определённое варьирование данного показателя. Размах изменчивости признака составил 3,04-4,90°C. Различия в устойчивости, хотя и меньшие, чем между потомствами, наблюдались и внутри отдельных потомств.

Таблица 4

Статистическая характеристика материала отбора
по устойчивости к промораживанию

	Температура гибели царенхим- ных клеток, в °C		
	\bar{x}	$S_{\bar{x}}$	σ
Материал отбора	-3,78	0,08	0,49
Стандарт /Суйдинская/	-3,83	0,07	0,24

На основании результатов предварительной проверки на устойчивость были отобраны II форм с удовлетворительными хозяйственно-ценными показателями и устойчивостью одновременно для повторной проверки их в условиях вегетационного опыта. Кроме них в опыт были включены 4 перспективные радиационные формы, полученные в лаборатории генетики Института биологии Карельского филиала АН СССР /№ 343, 467, 706, III6/. Проведённое исследование показало, что растения всех отобранных в опыт форм не только не уступали в устойчивости растениям стандарта, но даже в большинстве случаев превосходили их. Анализ экспериментальных данных указывает, однако, на то,

что изученные селекционные номера разнятся между собой как по степени повреждаемости низкой температурой /по первичной во времени реакции на заморозок/, так и по характеру более поздних во времени реакций /рост, процессы кушения/ /табл.5/.

Таблица 5

Реакция селекционных форм овсяницы луговой на I-часовой заморозок -8°C в фазу кушения

№/№ селекционных форм	Степень повреждения, в %	Урожай надземной массы, в г	
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	% к контролю
Стандарт /Суйдинская/	$56,00 \pm 3,67$	$4,89 \pm 0,58$	57
344	$10,75 \pm 1,47^{*}$	$9,16 \pm 0,62^{*}$	101
I32I	$19,50 \pm 2,85^{*}$	$7,56 \pm 0,62^{*}$	79
I587	$10,75 \pm 1,13^{*}$	$7,02 \pm 0,61^{*}$	85
I770	$21,20 \pm 3,37^{*}$	$6,72 \pm 0,61$	80
I873	$23,25 \pm 4,64^{*}$	$5,61 \pm 0,85$	76
3233	$14,25 \pm 3,23^{*}$	$7,50 \pm 0,55^{*}$	101
3267	$17,50 \pm 1,82^{*}$	$8,85 \pm 0,73^{*}$	89
4790	$25,00 \pm 1,87^{*}$	$8,77 \pm 0,74^{*}$	83
4840	$20,00 \pm 3,26^{*}$	$8,00 \pm 0,79^{*}$	80
5028	$19,00 \pm 3,42^{*}$	$6,59 \pm 0,94$	67
5175	$16,25 \pm 3,00^{*}$	$7,92 \pm 0,60^{*}$	85
343	$22,50 \pm 3,86^{*}$	$6,78 \pm 0,79$	92
467	$29,50 \pm 3,59^{*}$	$6,95 \pm 0,71^{*}$	63
706	$26,75 \pm 3,54^{*}$	$5,95 \pm 0,62$	78
III6	$16,25 \pm 3,67^{*}$	$8,10 \pm 1,07^{*}$	94

* - различия между опытными вариантами стандарта и отдельных селекционных форм достоверны $P \leq 0,05$

У растений одних селекционных номеров /особенно после заморозка -8° / наблюдалось угнетение ростовых

процессов и кущения, у других же, напротив, рост и кущение усиливались, и они, несмотря на вызванные заморозком повреждения, практически не уступали по урожаю растениям своего контрольного варианта. Анализ таких элементов структуры урожая как число побегов и динамика отрастания показал, что отсутствие различий в урожае растений опытных и контрольных вариантов может объясняться: ускорением роста после воздействия заморозка или усилением процесса кущения, или ускорением роста и усилением процесса кущения одновременно. Существенное же снижение урожая овсяницы луговой сорта Суйдинская объясняется как значительным повреждением надземной массы и отставанием в росте от растений контрольного варианта, так и снижением кустистости.

В целом, полученные данные указывают на заметное различие исследованных растений по их адаптационной способности, отражающей реакцию генотипа на флуктуации факторов окружающей среды. Результаты исследования указывают также и на то, что оценка устойчивости по степени видимых повреждений не является достаточной, так как при этом не учитываются отдаленные во времени реакции растения. Более точной оказывается оценка по влиянию на урожай, который выступает в этом случае интегральным показателем заморозкоустойчивости.

Результаты проведенных опытов позволили отобрать ряд заморозкоустойчивых форм и на их основе создать субпопуляцию заморозкоустойчивых растений, представленную более, чем 500-ми индивидуально рассаженными растениями. Поскольку, однако, растения субпопуляции не были достаточно однородными по устойчивости, то была предпринята попытка отобрать формы более устойчивые и в то же время более однородные по их реакции на заморозок. С этой целью шесть из 15 селекционных номеров из вегетационного

опыта 1974 года были включены после перезимовки в вегетационный опыт 1975 года. В течение лета они выращивались до фазы цветения, а затем подвергались воздействию заморозков -6 и -8°C .

В результате оказалось, что все изученные формы получили значительные повреждения: 52 и более процентов после заморозка -6° и 69 и более процентов после заморозка -8° . Столь же заметный ущерб был нанесён и урожаю семян. При этом большие различия между отдельными формами были обнаружены после заморозка -8° /табл.6/. В целом же реакцию отобранных в опыт растений можно рассматривать как более однотипную, чем реакцию 16-ти форм из опыта 1974 года, хотя, естественно, что сходство в их реакции на заморозок далеко от полного.

Таблица 6

Реакция селекционных форм овсяницы луговой на I-часовой заморозок -8°C в фазу цветения

№/№ селекционных форм	Степень повреждения, в %	Вес семян, в г /на 10 метёлок/	
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	% к контролю
344	$78,75 \pm 2,29$	$1,27 \pm 0,05^*$	66
1587	$69,17 \pm 4,40$	$0,85 \pm 0,08^*$	42
3233	$81,25 \pm 1,87$	$1,05 \pm 0,05^*$	47
3267	$78,33 \pm 2,45$	$1,07 \pm 0,09^*$	64
467	$69,58 \pm 4,39$	$0,73 \pm 0,05^*$	50
III6	$83,75 \pm 1,04$	$0,85 \pm 0,09^*$	43

* - различия между опытным и контрольным вариантами достоверны / $P \leq 0,05$ /

Кроме описанного выше, в 1975 году в условиях вегетационного опыта был проведён эксперимент, направ-

ленный на изучение того, как влияет инбридинг на устойчивость растений овсяницы луговой к повреждающему действию заморозков /табл.7/.

Таблица 7

Сравнительная устойчивость аутобредных и инбредных форм овсяницы луговой к повреждению 3-часовым заморозком -9°C в фазу кушения

№/№ селекционных форм	Генетическая характеристика форм	Степень повреждения, в %	
		$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	P
1770	аутобредная	$77,50 \pm 2,28$	$>0,05$
	инбредная	$74,50 \pm 2,71$	
1873	аутобредная	$77,50 \pm 3,15$	$>0,05$
	инбредная	$82,25 \pm 1,82$	
4790	аутобредная	$72,25 \pm 2,16$	$>0,05$
	инбредная	$78,25 \pm 2,45$	
4840	аутобредная	$82,75 \pm 1,56$	$>0,05$
	инбредная	$78,25 \pm 1,95$	
5175	аутобредная	$65,0 \pm 3,81$	$>0,05$
	инбредная	$65,25 \pm 1,25$	

Полученный экспериментальный материал показал отсутствие влияния принудительного самоопыления, по крайней мере, однократного, на уровень заморозкоустойчивости овсяницы луговой.

Корреляционные связи

При анализе корреляционных связей использован фактический материал от изучения субпопуляции заморозкоустойчивых форм по основным морфологическим признакам, а также результаты наших предыдущих лабораторных исследований.

Анализ корреляционной матрицы показывает, что степень связанности в вариации конкретных пар признаков различна /табл.8/. Так, к примеру, корреляционная связь между числом генеративных побегов и

Таблица 8

Значения коэффициентов корреляции (в процентах) между основными морфологическими признаками, показателями продуктивности и заморозкоустойчивостью в субпопуляции заморозкоустойчивых форм овсяницы луговой

Признаки	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. Число генерат. побегов	100	55*	27	-7	12	41	56*	-11	-27	-50	74**	89***	19
2. Высота растений		100	81**	38	65**	66**	74**	-56*	-10	-31	83**	62*	19
3. Длина лист. пластинки			100	78***	95***	65**	63**	-53*	-32	15	73**	51*	27
4. Ширина лист. пластинки				100	93***	56*	32	-24	-43	44	42	25	12
5. Площадь лист. пластинки					100	66	52*	-41	-38	31	63**	42*	21
6. Диаметр соломины						100	77***	6	-13	19	67**	69**	-18
7. Длина соцветия							100	-9	-15	-25	64*	72*	9
8. Форма куста								100	11	-33	-37	-11	-36
9. Окраска узлов									100	-8	-12	-24	-2
10. Окраска соцветий										100	-20	-22	-28
11. Мощностъ травостоя											100	84***	23
12. Вес надземной массы												100	15
13. Заморозкоустойчивость													100

Здесь и далее в табл. 9: * - $P=0,05$; ** - $P=0,01$; *** - $P=0,001$

урожаем надземной массы и между отдельными параметрами листовой пластинки очень велика, между другими показателями корреляция слабее или даже отсутствует. В целом же, частота статистически достоверных корреляционных связей в группе количественных признаков заметно превосходит таковую в группе качественных показателей. Что касается заморозкоустойчивости, то ни один из изученных морфологических признаков и показателей продуктивности с ней не связан.

Изучение корреляций показало, что при ведении селекции овсяницы луговой на общую продуктивность благоприятным оказывается отбор высоких длиннолистных растений с большим числом генеративных побегов. Отсутствие корреляционной связи между показателями продуктивности и заморозкоустойчивости /по крайней мере, в пределах субпопуляции заморозкоустойчивых форм/ указывает на возможность получения через несколько циклов отбора растений, сочетающих высокую продуктивность с удовлетворительной устойчивостью к пониженным температурам.

Интересно, что варьирование степени сопряженности в изменчивости одних и тех же пар признаков при переходе от одной селекционной формы к другой меняется. Например, величина коэффициента корреляции между длиной и шириной листовой пластинки, равная для растений субпопуляции в целом $0,78 / R = 0,001 /$, колеблется от $0,18$ до $0,74$ для растений отдельных селекционных номеров.

Кроме приведенного выше анализа нами предпринята попытка изучить коррелятивные зависимости между отдельными показателями, регистрируемыми в условиях лабораторного эксперимента; при этом обнаружился ряд интересных особенностей, присущих овсянице луговой /табл.9/. Оказалось, что частота хлорофильных дефектов положительно коррелирует с количеством изоферментов пероксидазы. Учитывая, во-первых, что хлоро-

фильные мутации представляют собой лишь часть общего мутационного груза и, во-вторых, что генные локусы, ответственные за синтез изовариантов пероксидазы и хлорофилла, по-видимому, не связаны, полученное значение коэффициента корреляции между этими признаками следует признать достаточно надёжным.

Таблица 9

Величина корреляции /в процентах/ между устойчивостью к промораживанию, частотой хлорофильных мутаций, количеством изопероксидаз и некоторыми показателями относительной жизнеспособности растений в ранние этапы онтогенеза

Признаки	I	2	3	4	5	6	7
Устойчи-		*	**		***		
1. вость к про-	100	-41	66	6	75	0	-28
моразиванию							
Частота хло-							*
2. рофильных		100	-34	-12	-28	-13	40
мутаций							
3. Длина кореш-			100	**	***	30	-15
ка							
4. Длина про-				100	-9	34	-19
ростка							
Отношение ко-					100	II	-4
5. решок/пророс-							
ток							
6. Всхожесть семян						100	-2
7. Количество							
изопероксидаз							100

Представляет интерес связь между устойчивостью растений к промораживанию и рядом признаков, способных выступать показателями относительной жизнеспособности растения на первых этапах онтогенетического развития. Так, из результатов корреляционного анали-

за вытекает, что между длиной корешка семидневных проростков и устойчивостью к промораживанию растений /фаза кущения/ существует достаточно сильная положительная связь. Последнее указывает на возможность использования этого показателя в качестве лабораторного теста в предварительной оценке растений на устойчивость к отрицательной температуре. Положительная связь примерно такой же силы с устойчивостью к промораживанию зафиксирована и для такого показателя как отношение корешок/проросток. Более слабая, но статистически достоверная связь отмечена между частотой естественных хлорофильных мутаций и устойчивостью к промораживанию. Характер зависимости обратный.

Таким образом, корреляционный анализ показал существование определённых закономерностей в варьировании многих пар признаков. Последнее указывает на генетическую природу связи между рядом исследованных показателей. Выявление подобных связей служит предпосылкой для проведения более эффективных селекционных мероприятий в дальнейшем.

ВЫВОДЫ

В процессе селекции овсяницы луговой на растениях исходного и первичного селекционного материала проведено изучение ряда морфофизиологических показателей.

При исследовании исходного материала /экспериментальная шеститысячная популяция/ по основным морфологическим признакам /продуктивная кустистость, высота растений, размер листьев и др./ обнаружен высокий уровень полиморфности. Для ряда признаков /число генеративных побегов, форма куста, окраска узлов побегов и окраска соцветий/ значения коэффициентов вариации превышали 50%. Высокий уровень изменчивости сохранился и в селекционном материале, в то время

как величины средних арифметических возросли, по сравнению с исходной популяцией, для большинства количественных признаков в 1,3 - 1,5 раза. Высота растений, ширина листовая пластинка и длина соцветия - наиболее константны / $V \approx 20\%$ / и в исходной популяции, и в материале отбора.

Потомства фенотипически лучших растений, в отличие от растений популяционной выборки, имели сравнительно высокую частоту естественных хлорофильных мутаций, легко регистрируемых в условиях лабораторного опыта. Количество депигментированных проростков в отдельных потомствах достигало 10 и более процентов; в условиях повышенной температуры /30-34°C/ их число, в ряде случаев, возросло до 20% и выше.

Исследование изоферментной системы пероксидазы листьев показало существование заметного ферментативного полиморфизма среди растений селекционных номеров. В целом, обнаружено 12 электрофоретических вариантов энзима, комбинации которых образуют изопероксидазные спектры отдельных форм. Модальное число изопероксидаз оказалось равным 6. Осеннее закаливание растений сопровождается появлением дополнительных электрофоретических фракций. Однако, количественная связь между числом изоформ пероксидазы и устойчивостью к промораживанию не обнаружена.

Показано отсутствие влияния однократного принудительного самоопыления на заморозкоустойчивость растений овсяницы луговой.

Изучение сравнительной заморозкоустойчивости отдельных селекционных номеров методом промораживания в микрохолодильниках обнаружило заметный размах изменчивости: от -3,03 до -4,90°C. Метод прямого промораживания подтвердил более высокую заморозкоустойчивость целого ряда селекционных форм в сравнении со стандартом /районированный в

республике сорт Суйдинская/.

На основании результатов оценки растений по устойчивости из селекционного материала отобран ряд перспективных по заморозкоустойчивости форм и создана субпопуляция заморозкоустойчивых растений. Лучшие по заморозкоустойчивости растения привлечены в качестве компонентов /донаторов высокой устойчивости/ в созданную в соответствии с целями селекционной программы синтетическую популяцию.

Изучение коррелятивных связей между отдельными признаками у овсяницы луговой показало существование целого ряда корреляций, многие из которых могут быть использованы в селекции. Так, в пределах субпопуляции заморозкоустойчивых растений высокие значения коэффициентов корреляции $/r > 0,70/$ получены для признаков: длина и площадь листовой пластинки, ширина и площадь листовой пластинки, число генеративных побегов и урожай надземной массы, высота растений и длина листовой пластинки, высота растений и длина соцветия. Более низкая $/r = 0,51-0,70/$ корреляция зафиксирована для признаков: высота растений и диаметр соломины, высота растений и урожай надземной массы, длина листовой пластинки и урожай надземной массы.

Обнаруженная коррелятивная зависимость между длиной корешка семидневных проростков и устойчивостью к промораживанию $/r = 0,66/$, а также отношением корешок/проросток и устойчивостью к промораживанию $/r = 0,75/$, указывает на возможность использования этих показателей в качестве косвенных лабораторных тестов в предварительной оценке растений на заморозкоустойчивость.

Отсутствие корреляционной связи между показателями продуктивности и заморозкоустойчивости /по крайней мере, в пределах субпопуляции заморозкоустойчивых форм/ не исключает возможности получения

в процессе селекции синтетических сортов, сочетающих высокую продуктивность с удовлетворительной устойчивостью к заморозкам.

Список работ, опубликованных по теме
диссертации

1. Эколого-генетическая гипотеза устойчивости растений к экстремальным температурам /соавторы С.Н.Дроздов и В.К.Курец/. Тез. докл. научн. конф. биологов Карелии, посвящённой 250-летию Академии наук СССР. Петрозаводск, 1974.

2. Анализ отобранных форм овсяницы луговой на заморозкоустойчивость /соавторы Н.П.Холощева и О.Н.Лебедева/. Там же.

3. Изопероксидазы растений. Усп. соврем. биологии, 1975, т.80, № I /4/.

4. Полиморфизм морфологических признаков в популяции овсяницы луговой /соавторы Т.С.Николаевская, С.Н.Дроздов и Г.С.Олимпиаенко/. С.-х. биология, 1975, т.10, № 5.

5. Делигментация проростков у овсяницы луговой под влиянием температуры /соавторы Г.С.Олимпиаенко и Ю.А.Митрофанов/. Генетика, 1976, т.12, № I.

6. Частота хлорофиллдефектных проростков в селекционных потомствах растений овсяницы луговой /*Festuca pratensis* Huds. / /соавтор Г.С.Олимпиаенко/. Генетика, 1976, т.12, № 2.